# Les biocénoses des collemboles de la forêt de Sénart

## I. INTRODUCTION

Les Collemboles (Insectes, Aptérygotes) peuplent dans le monde entier le sol et ses annexes : mousses, écorce des arbres, plantes basses, mares (surface des eaux), etc., tant dans les milieux ouverts qu'en milieu forestier. Mais ce ne sont pas toujours les mêmes espèces qui participent à ces peuplements, la composition spécifique variant énormément d'un endroit à l'autre. Dans son ensemble, ce groupe relativement primitif reste étroitement inféodé aux conditions, notamment hydriques, du milieu, ne « créant » pas lui-même son propre environnement, comme le font les sociétés d'insectes évolués (abeilles, fourmis, termites, etc.). Voilà donc un matériel de choix pour une étude synécologique : un groupe peuplant des biotopes très divers et malgré tout sensible aux variations des conditions ambiantes.

La Forêt de Sénart est installée sur un plateau limoneux limité au nord par la vallée de l'Yerres, au sud-ouest par la vallée de la Seine, la partie est se continuant par le plateau de Brie. La partie nord-est de la forêt possède de très nombreuses mares reliées par des fossés de drainage (qui n'ont jamais réussi d'ailleurs à assécher la forêt), la partie sud-ouest (beaucoup plus réduite) est légèrement plus en hauteur et n'en possède pas. La forêt est traitée dans sa majeure partie en taillis de chênes ou de chataigniers sous futaie de chêne sessile (de nombreux chênes sont plusieurs fois centenaires). Le sol y est très acide, podzolique, plus ou moins hydromorphe selon les endroits (sol à pseudo-gley). Dans les parties les plus fraiches et à la périphérie (affleurement de la nappe phréatique) elle a été traitée en taillis de charmes ou de tilleuls sous futaie de chêne pédonculé : on y trouve des sols bruns, souvent avec gley. Sur les pentes conduisant à la vallée de l'Yerres ou de la Seine, l'érosion a dégagé les couches successives situées sous le limon des plateaux : meulière de Brie, argiles vertes, marnes blanches de Pantin, marnes bleues d'Argenteuil, et enfin le calcaire de Champigny. On peut observer sur l'argile, les marnes ou le calcaire, des rendzines forestières. Cependant, ces derniers types de sols sont de très faible étendue comparativement aux sols bruns lessivés et surtout aux sols podzoliques. Il existe également dans la forêt une tourbière bombée très typique, bien qu'asséchée de plus en plus par les bouleaux, ainsi que des micro-tourbières en formation dans les clairières les plus humides.

Des prélèvements ont été effectués dans les endroits les plus divers, en forêt et hors-forêt. Cette dernière catégorie se justifie, si l'on considère un certain nombre de facteurs que l'on suppose, au départ ou au cours de l'échantillonnage, être responsables des variations dans la composition spécifique. Il est donc nécessaire, pour savoir ce qui revient à l'un et non pas à l'autre, d'une part d'observer des conditions extrêmes, où un seul facteur prédomine nettement, d'autre part de rechercher toutes les combinaisons possibles de ces facteurs (si elles se rencontrent dans la région étudiée, évidemment). Quatre facteurs étaient supposés agir sur le groupe étudié : l'humidité, la lumière, le type de sol et la profondeur. En ce qui concerne l'humidité, les biotopes très humides ne manquaient pas : il existe plusieurs centaines de mares (permanentes ou temporaires) en forêt de Sénart (c'est la forêt la plus humide de la région parisienne), tout un réseau de fossés d'assainissement. Par contre en ce qui concerne les terrains très secs, une partie de la forêt ne possède pas de mares et la nappe phréatique n'y affleure pratiquement jamais. La lumière agit en forêt dans les clairières, les chemins larges, mais ces endroits sont toujours de faible étendue et subissent toujours l'influence « protégeante » (à l'égard des vents surtout) de la forêt. Il a donc fallu échantillonner dans des champs et des prairies situés en bordure de la forêt, afin d'étudier les conditions extrêmes relativement à l'éclairement. Les types de sols sont très variés en forêt de Sénart, bien que les sols podzoliques (hydromorphes ou non) soient de loin les plus fréquents. Les sols calcaires forestiers (rendzines forestières) sont rares. Il a donc fallu les rechercher et leur accorder dans l'échantillonnage une place démesurée par rapport à leur fréquence réelle.

Chaque prélèvement de faune a été extrait par la méthode de l'entonnoir sec et a abouti à l'établissement d'un relevé, constitué par les densités de population des diverses espèces qui étaient présentes. Les espèces présentes dans moins de cinq prélèvements ont été éliminées de l'analyse. De plus, six autres espèces (*Podura aquatica* (PAQ), *Xenylla xavieri* (XXA), *Entomobrya nivalis* (ENI), *Isotoma olivacea* (IOL), *Entomobrya multifasciata* (EMA) et *Entomobrya lanuginosa* (ELA) ont été placées en variables supplémentaires car leur position très éloignée le long de certains axes perturbait l'analyse.

Le volume des prélèvements n'est pas constant. Les plus petits prélèvements ont été réalisés sur les troncs d'arbres (mousses, lichens) car ces biotopes abritent des populations d'effectifs très grands. Par contre les prélèvements réalisés au niveau de l'horizon cendreux des sols podzoliques sont les plus gros, étant donnée la rareté de la faune à ce niveau. Le type d'analyse utilisé autorise cette souplesse d'échantillonnage car seuls les profils des relevés sont pris en compte.

## II. METHODE UTILISEE : L'ANALYSE DES CORRESPONDANCES

Cette méthode d'analyse multifactorielle (Benzécri *et coll.*, 1973; Lebart et Fénelon, 1973) est parfaitement adaptée au traitement d'un ensemble de relevés tels que ceux qui ont été réalisés ici. Elle a été déjà largement utilisée en biocéno-

tique (Lacoste et Roux, 1971 et 1972; Guille et Ponge, 1975) et même chez les Collemboles (Bonnet, Cassagnau et Travé, 1975).

Si l'on recherche une représentation géométrique de l'ensemble des données, la plus évidente est de représenter chaque relevé par un point dans un espace euclidien ayant autant de dimensions que l'on a rencontré d'espèces au cours de l'échantillonnage, chaque coordonnée étant égale au nombre d'individus de telle ou telle espèce dans le relevé. L'ensemble des relevés forme un nuage de points dans un espace multidimensionnel. La structure d'un tel « objet » est extrêmement difficile à analyser étant donnés, d'une part le grand nombre de dimensions, d'autre part le fait que les relevés comportant peu d'individus vont être systématiquement très proches les uns des autres (car tous proches de l'origine), les relevés comportant beaucoup d'individus étant au contraire très éloignés les uns des autres; les considérations relatives aux affinités biocénotiques sont alors faussées. L'analyse des correspondances a pour but de réduire le nombre de dimensions et de déterminer une mesure de distance entre relevés qui tienne compte uniquement des proportions relatives des différentes espèces.

La réduction du nombre de dimensions s'opère en recherchant dans le nuage construit avec la mesure de distance appropriée (distance du chi-carré) un espace s'ajustant au mieux aux directions principales d'allongement. Les premiers axes, ceux qui extraient la majeure partie de la variance totale et sont donc les plus « explicatifs », correspondent en général à quelques facteurs interprétables. Les autres correspondent au « bruit de fond » que l'on se propose d'éliminer. Dans le cas présent, les axes 1, 2, 3, 5, 7 et 9 ont pu être interprétés en termes de facteurs du milieu (humidité, profondeur, lumière, type de sol, dépôts d'ordures, bois en décomposition).

L'analyse des correspondances présente la particularité de permettre la représentation simultanée des espèces et des prélèvements qui leur sont associés. L'interprétation des graphiques se réalise de la manière suivante : chaque graphique constitue la représentation de l'ensemble des points-relevés et des points-espèces dans un plan formé par deux axes factoriels issus de l'analyse (les directions générales de ces deux axes sont figurées au centre du graphique, leur tracé complet ne présentant pas d'intérêt), chaque espèce étant figurée ici non par un point mais par un code symbolique de trois lettres. Les espèces se trouvent placées au milieu des relevés qu'elles caractérisent le plus (c'est-à-dire où elles dominent relativement aux autres espèces). Espèces et relevés sont d'autant plus éloignés de l'origine qu'ils sont caractéristiques par rapport aux facteurs correspondant à ce plan. Une espèce proche de l'origine sera donc une espèce ubiquiste (relativement aux facteurs considérés) et les milieux extrêmes (relevés et espèces) seront très éloignés de l'origine. Il peut arriver qu'une espèce soit caractéristique à la fois de deux milieux extrêmes qui se trouvent, par le reste de leur composition spécifique, opposés dans le plan. Dans ce cas, la position de cette espèce sera intermédiaire; cela ne veut pas dire pour autant qu'elle soit ubiquiste. L'interprétation doit donc être très souple et tenir compte des connaissances relatives au milieu et à la biologie des espèces (lorsque celle-ci est connue).

# III. RESULTATS

## A. ETUDE DU PLAN DES AXES 1 ET 2 (HUMIDITE ET PROFONDEUR) (Fig. 1) :

Ce plan fait apparaitre trois pôles, l'un constitué à la fois par les milieux très humides de bords de mares, fossés, tourbières, et par les milieux ouverts (champs, prairies, clairières), le second pôle étant constitué par des biotopes xérophiles éloignés du sol (mousses sur troncs d'arbres, écorce, lichens, mousses et hépathiques sur rochers), le troisième par les prélèvements les plus profonds effectués dans le sol.

L'axe 1 a été interprété (la nature des prélèvements situés en position intermédiaire le confirme) comme le facteur humidité, l'axe 2 comme le facteur profondeur. La position des prélèvements effectués en milieu ouvert (herbes, surface du sol) peut paraitre inattendue. Elle est en effet très surprenante, car on peut penser que les milieux ouverts sont les plus exposés au dessèchement de l'air ambiant. Cependant il faut tenir compte du fait qu'il s'agit ici d'une région très humide où la nappe phréatique, bien que fluctuante, n'est jamais très loin de la surface et que toute déforestation (comme cela a pu être vérifié à la suite d'une coupe rase dans la forêt) provoque une remontée de la nappe phréatique, due à plusieurs facteurs conjoints : sous l'effet d'une évaporation intense en surface, remontée de l'eau par capillarité et arrêt de la consommation hydrique par les racines des arbres. En hiver, dès le mois de décembre, et au printemps jusqu'au mois de mai, la plupart des champs et des clairières sont très humides, notamment au cours des deux années où l'échantillonnage a été effectué dans ces terrains (1977 et 1978). Et l'on constate effectivement la présence dans ces milieux d'espèces hygrophiles (on verra par la suite de quelles espèces il s'agit). Bien que des prélèvements aient été effectués à la période la plus sèche (été-automne), ils n'ont pas mis en évidence d'espèces xérophiles. Quelques prélèvements effectués au cours de l'été torride de 1976, dans un remblai récent au milieu d'une lande à callune, ont cependant mis en évidence, outre les espèces habituelles de terrains ouverts, *Cryptopygus thermophilus* (Axelson 1900) *sensu* Gisin 1960, xérophile, qui a malheureusement du être éliminé de l'analyse car présent seulement dans deux relevés.

La position des relevés et des espèces de terrains ouverts se trouve donc influencée par cette corrélation, bien involontaire mais artificielle, entre lumière et humidité. On voit donc quelle importance revêt l'équilibre de l'échantillonnage et comment une corrélation illogique peut apparaitre lorsque le spectre des biotopes échantillonnés est trop restreint.

L'axe 2 fait apparaitre une direction d'allongement, vers les valeurs positives de cet axe, correspondant aux prélèvements de profondeur, avec les espèces caractéristiques suivantes : *Mesaphorura italica* (MIT), *Megalothorax incertus* (MIN), *Pseudosinella decipiens* (PDE), *Mesaphorura sylvatica* (MSY), *Protaphorura burmeisteri* (PBU), *Stenaphorura denisi* (SDE), *Paratullbergia callipygos* (PCA), *Folsomides parvus* (FPA), *Mesaphorura betschi* (MBE), *Folsomia candida* (FCA) et *Mesaphorura krausbaueri* (MKR).

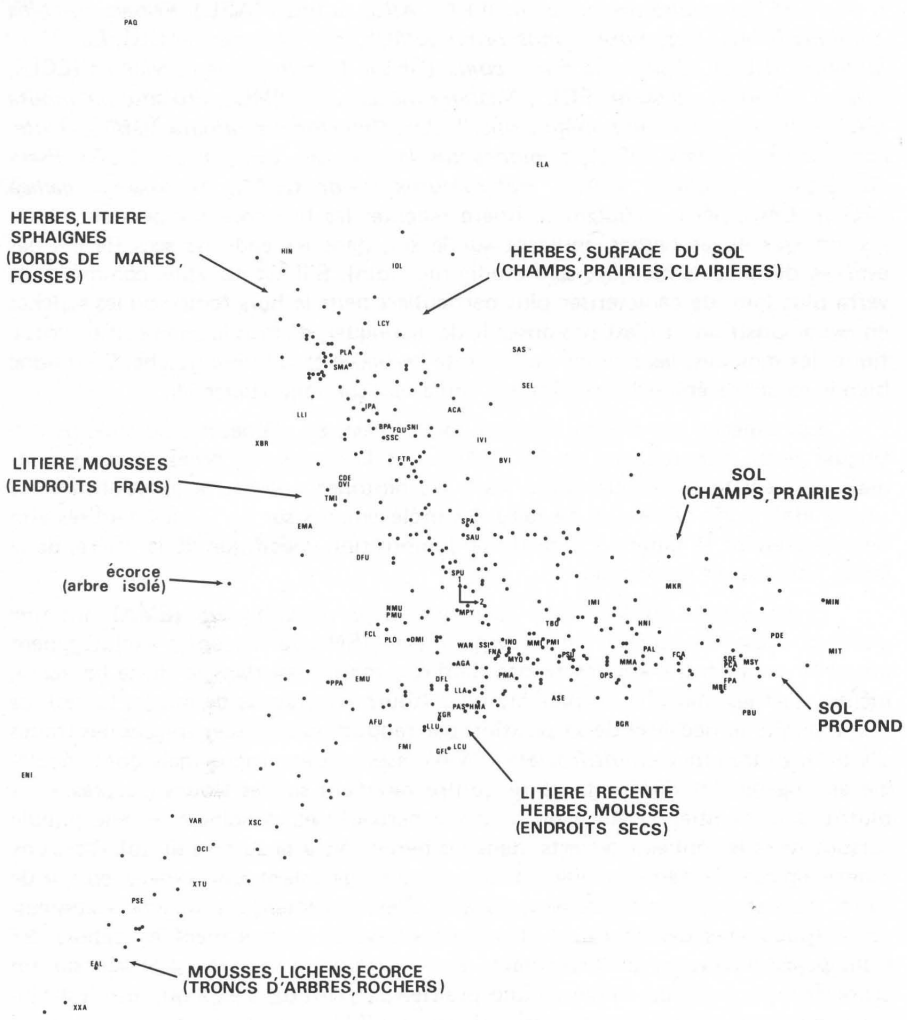


*Fig. 1* — Analyse des correspondances. Représentation dans le plan des axes 1 et 2.

La direction d'allongement correspondant aux prélèvements les plus éloignés du sol (mousses et lichens sur troncs d'arbres et rochers, écorce) fait apparaitre les espèces caractéristiques suivantes : *Xenylla xavieri* (XXA), *Entomobrya albocincta* (EAL), *Pseudisotoma sensibilis* (PSE), *Xenylla tullbergi* (XTU), *Orchesella cincta* (OCI), *Vertagopus arboreus* (VAR) et *Xenylla schillei* (XSC). Ce type de biotope est à la fois très éloigné du sol (donc placé du coté des valeurs négatives de l'axe 2) et soumis à la dessiccation (en réalité à des alternances d'humidification et de dessiccation), d'où sa position du côté des valeurs négatives de l'axe 1.

Un certain nombre d'espèces opèrent la jonction avec le sol proprement dit :

il s'agit de *Pseudachorutes parvulus* (PPA), *Allacma fusca* (AFU), *Friesea mirabilis mirabilis* (FMI), *Entomobrya muscorum* (EMU), *Xenylla grisea* (XGR), *Lipothrix lubbocki* (LLU), *Gisinianus flammeolus* (GFL), *Lepidocyrtus curvicollis* (LCU), *Friesea mirabilis claviseta* (FCL), *Neanura muscorum* (NMU), *Proisotoma minuta* (PMU), *Pogonognathellus longicornis* (PLO), *Dicyrtomina minuta* (DMI), *Deuterosminthurus flavus* (DFL), *Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus* (LLA), *Pseudachorutella asigillata* (PAS), *Heteromurus major* (HMA) et *Allacma gallica* (AGA). Ces espèces peuplent la litière récente, les branches tombées sur le sol, les mousses et les herbes poussant sur le sol, dans les endroits secs (le cas des espèces de terrains humides sera étudié plus loin). S'il est possible, comme on le verra plus loin, de caractériser plus particulièrement le bois tombé ou les souches en décomposition, il n'est pas possible de distinguer, d'après la composition spécifique, les mousses, les plantes de la strate herbacée et la litière fraiche. C'est donc bien le caractère épigé de ces biotopes qui a seul son importance ici.

Les espèces des troncs d'arbres (où il n'est, de même, pas possible de distinguer entre l'écorce nue et les mousses et lichens sur écorce) se retrouvent, mais en densité bien plus faible, dans les biotopes opérant la jonction avec le sol. Il était donc nécessaire de faire des prélèvements sur les troncs d'arbres afin de comprendre le déterminisme de la composition spécifique de la litière, de la strate herbacée et muscinale.

*Entomobrya nivalis* (ENI) et *Entomobrya multifasciata* (EMA) ont une position assez particulière. *Entomobrya nivalis* (ENI) se rencontre exclusivement en forêt, en principe sur les troncs d'arbres, mais aussi dans la strate herbacée, même dans les endroits les plus humides (tourbières, bords de mares, fossés), ce qui explique le décalage de sa position par rapport aux espèces épigées des troncs d'arbres. *Entomobrya multifasciata* (EMA), espèce très proche mais dont l'écologie est légèrement différente se rencontre rarement sur les troncs d'arbres, mais plutôt dans la litière fraiche ou la strate herbacée et muscinale, et elle pullule surtout dans les milieux ouverts, dans les herbes ou à la surface du sol. C'est une espèce épigée de terrains ouverts donc, mais également une espèce épigée de forêt, d'où sa position légèrement décalée. C'est également un Collembole domestique (poussières des maisons). Un point-relevé se trouve placé en dehors des principales directions d'allongement. Il correspond à l'écorce prélevée sur un arbre fruitier isolé au milieu d'une prairie. Sa position s'explique car il abrite *Vertagopus arboreus* (VAR) en grand nombre (84 individus), ce qui est normal pour un tronc d'arbre, mais aussi *Lepidocyrtus lanuginosus cyaneus* (LCY) (30 individus), espèce de lumière. Bien qu'étant nettement en position épigée sur le graphique (valeurs négatives de l'axe 2), sa position est intermédiaire entre les troncs d'arbres de la forêt et les milieux ouverts.

En ce qui concerne la dénomination « mousses et lichens sur rochers », il s'agit plutôt de grosses pierres calcaires (calcaire de Champigny) ou de meulière (meulière de Brie) dégagées lors de travaux anciens (exploitation ou construction de chemins, fossés, etc.) qui se trouvent placées artificiellement en surface.

B. PLAN DES AXES 1 ET 3 (HUMIDITE ET LUMIERE) (Fig. 2) :

L'axe 3 a été interprété comme correspondant au facteur lumière, ou plutôt, si l'on préfère, l'opposition milieu ouvert-milieu forestier. On voit maintenant les prélèvements aquatiques de forêt (mares, fossés, tourbières) se séparer nettement des milieux ouverts (herbes, surface du sol). L'analyse met donc en évidence des espèces de lumière : *Entomobrya lanuginosa* (ELA), *Isotoma olivacea* (IOL), *Sminthurides assimilis* (SAS), *Sminthurinus aureus elegans* (SEL), *Entomobrya multifasciata* (EMA), *Brachystomella parvula* (BPA), *Isotoma viridis* (IVI), *Bourletiella viridescens* (BVI), *Sminthurus nigromaculatus* (SNI) et *Lepidocyrtus lanuginosus cyaneus* (LCY). Il est probable que les exigences de ces espèces vis-à-vis de l'humidité sont très diverses, mais celles-ci se trouvent regroupées car l'échantillonnage a été insuffisant pour traiter précisément ce problème, en particulier toutes les combinaisons possibles entre humidité et lumière n'ont pu être explorées.

En ce qui concerne les milieux aquatiques ou très humides, deux groupes apparaissent. L'un rassemble les espèces épigées de la surface des eaux, des bords de mares (litière en surface, plantes aquatiques) ou des endroits humides : *Podura aquatica* (PAQ), *Heterosminthurus insignis* (HIN), *Sminthurides malmgreni* (SMA), *Isotomurus palustris* (IPA), *Lepidocyrtus lignorum* (LLI), *Sminthurides schoetti* (SSC), *Xenylla brevisimilis* (XBR), *Orchesella villosa* (OVI), *Sminthurides parvulus* (SPA), *Sminthurinus aureus aureus* (SAU) et *Dicyrtoma fusca* (DFU).

*Podura aquatica* (PAQ) et *Sminthurides malmgreni* (SMA) vivent strictement soit à la surface des eaux (miroir et plantes flottantes) soit dans la litière saturée accumulée au bord (c'est d'ailleurs dans ce dernier biotope qu'elles sont les plus abondantes). *Heterosminthurus insignis* (HIN) vit sur les plantes aquatiques mais au-dessus de l'eau. Les autres espèces présentent une hygrophilie décroissant dans l'ordre où elles sont citées. *Xenylla brevisimilis* (XBR) se retrouve dans les milieux ouverts (écorce d'un arbre isolé), ce qui explique sa position décalée vers les valeurs négatives de l'axe 3, mais c'est une espèce qui n'a jamais été trouvée en abondance (un ou deux individus au plus par prélèvement). *Isotomurus palustris* (IPA) est également présent dans les milieux ouverts les plus humides, mais c'est en forêt qu'il est le plus abondant.

Un autre groupe de relevés appartenant aux milieux humides apparait, du côté des valeurs positives de l'axe 3, c'est-à-dire complètement à l'opposé des milieux ouverts. Il s'agit du biotope assez particulier que constituent les grosses accumulations de matière organique brute en milieu saturé. Cette accumulation peut se produire dans deux conditions différentes : soit dans les tourbières bombées ou en formation (sphaignes), soit au fond des mares (litières). Dans ce dernier cas, lorsque le niveau de la mare baisse, cette litière très noire (qui a subi une fermentation anaérobie) apparait à l'air libre et il s'y installe une faune hygrophile qui est identique à celle des tourbières à sphaignes. Ceci se produit également dans les fossés. Les espèces correspondantes sont : *Protaphorura lata* (PLA), *Arrhopalites caecus* (ACA), *Folsomia quadrioculata quadrioculata* (FQU), *Friesea truncata* (FTR) et *Ceratophysella denticulata* (CDE). *Tomocerus minor* (TMI) est une espèce hygrophile de surface qui se trouve placée à proximité de ce groupe, mais elle est relativement répandue dans tous les biotopes humides strictement fores-

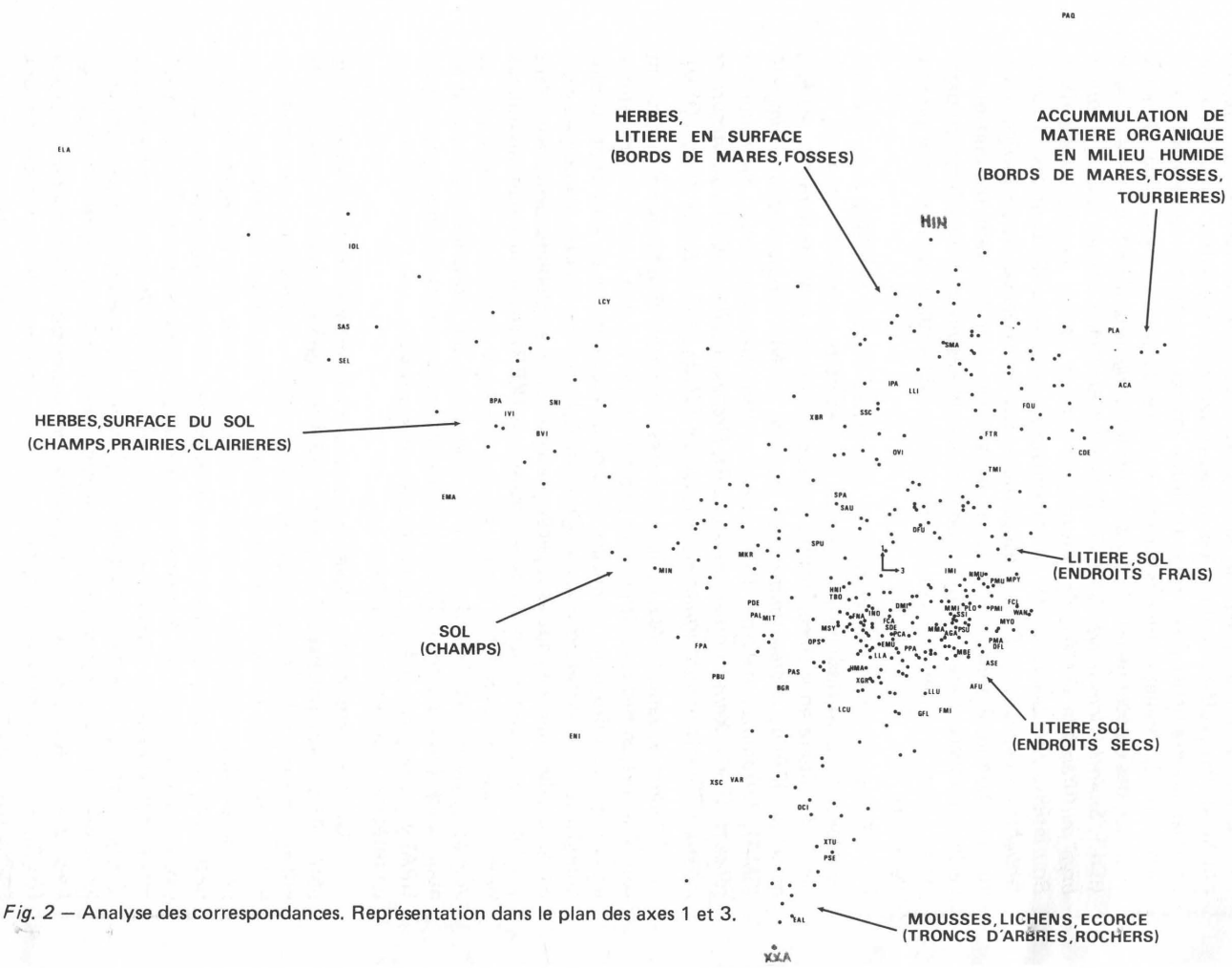


*Fig. 2* — Analyse des correspondances. Représentation dans le plan des axes 1 et 3.

tiers, d'où sa position du côté des valeurs positives de l'axe 3. Les espèces de ce groupe ne sont pas épigées et, sur les bords de mares, lorsque le niveau est bas, on peut passer du groupe précédent (*Podura aquatica* (PAQ), *Heterosminthurus insignis* (HIN), etc.) à ce groupe à mesure que l'on s'enfonce dans la couche de litière noire accumulée. Dans les tourbières, on passe également, si l'on va de la surface (partie verte des sphaignes) à la profondeur (partie morte saturée en eau) d'une composition spécifique du type du premier groupe (sauf *Podura aquatica* (PAQ) et *Sminthurides malmgreni* (SMA), qui nécessitent la présence d'un film d'eau) à une composition du type du second groupe.

Les relevés correspondant au sol et à ses annexes proches (litière , strate herbacée et muscinale) dans les endroits les plus secs de la forêt, sont groupés non loin de l'origine mais du côté des valeurs négatives de l'axe 1 (facteur humidité). A ce propos il faut se rendre compte du fait que, au bord des mares en entonnoir très fréquentes dans cette forêt (mares d'origine glaciaire) on passe très rapidement à une faune « sèche » : dès que l'on a grimpé sur le talus bordant la mare et que l'on a atteint le niveau du plateau, l'influence de la proximité de la nappe phréatique ne se fait plus sentir (sauf les années où celle-ci remonte très haut).

Les relevés correspondant aux endroits humides de la forêt (dépressions formées par les deux ruisseaux qui prennent leur source dans la forêt : rû d'Oly et Madereau, qui ont dégagé la couverture de limon des plateaux et atteint la meulière de Brie sous-jacente, partie nord-est de la forêt où la nappe phréatique affleure pendant une grande partie de l'année) sont groupés également près de l'origine, mais du côté des valeurs positives de l'axe 1.

Les sols de champs sont décalés vers les valeurs négatives de l'axe 3 (facteur lumière). Ceci s'explique par le fait que les espèces épigées de lumière pénètrent parfois profondément dans ces sols qui sont labourés chaque année, donc très aérés et offrant des possibilités de passage aux animaux de surface; ceux-ci viennent donc se mêler à la faune de profondeur, perturbant ainsi la place de ces relevés sur le graphique. Ce phénomène ne se produit pas dans les prairies où le sol est plus tassé. *Megalothorax incertus* (MIN), espèce strictement de profondeur, se trouve déplacé au milieu des relevés des sols de champs, c'est-à-dire du côté « lumière ». Cela ne veut pas dire pour autant que cette espèce soit attirée par la lumière ! Elle est caractéristique des sols calcaires ou peu acides en profondeur, mais il s'est avéré qu'elle était particulièrement abondante dans les champs (limons argileux régulièrement amendés, à pH élevé, entre 7 et 8), peut-être à cause des conditions d'aération particulièrement bonnes de ces terrains labourés.

On retrouve dans ce plan la direction d'allongement correspondant aux troncs d'arbres et « rochers », mais les espèces *Entomobrya nivalis* (ENI), *Xenylla schillei* (XSC) et *Vertagopus arboreus* (VAR) se trouvent décalées du côté « lumière ». *Entomobrya nivalis* (ENI) est présente, outre sur les troncs d'arbres en forêt, dans certains endroits (bord d'un chemin, petite clairière humide à sphaignes, bord de mare) où une trouée dans le couvert végétal a favorisé l'apparition d'espèces de lumière, ce qui provoque le déplacement du point-espèce correspondant. L'explication est la même en ce qui concerne les deux autres espèces citées.

C. PLAN DES AXES 1 ET 5 (HUMIDITE ET TYPE DE SOL) (Fig. 3) :

L'axe 4 n'a pas pu être interprété. Le « facteur » correspondant est probablement lié à des corrélations arbitraires fournies par l'échantillonnage lui-même mais n'ayant pas de signification biologique.

L'axe 5 oppose les sols bruns et rendzines forestières aux sols podzoliques, il correspond donc à un ensemble de facteurs (pH, type d'humus, activité de la microflore, rapport C/N, etc., voir à ce sujet Bauzon, Ponge et Dommergues (1974)) parmi lesquels il est difficile de choisir celui ou ceux qui agissent réellement sur les animaux. Le même problème se pose d'ailleurs en ce qui concerne l'humidité, la profondeur ou la lumière; on choisit ce qui nous parait le plus significatif, surtout le plus perceptible à nos yeux ou à nos instruments de mesure, mais il est probable que les espèces hygrophiles, par exemple, le sont pour des raisons différentes : les unes requièrent un film d'eau (*Podura aquatica* (PAQ) et *Sminthurides malmgreni* (SMA)), d'autres une hygrométrie suffisamment élevée (*Isotomurus palustris* (IPA)), d'autres ont des exigences encore différentes. En ce qui concerne le type de sol, il est probable que les exigences trophiques jouent un rôle important car les ressources alimentaires (spores, grains de pollen, hyphes mycéliens, matière organique décomposée ou en voie de décomposition) sont fondamentalement différentes dans les deux types de sols mis en évidence par l'analyse.

Du côté des valeurs positives de l'axe 5 se trouvent les sols podzoliques (il conviendrait en fait de regrouper dans cette catégorie tous les sols à faible activité biologique, où la litière s'accumule plusieurs années de suite) avec les espèces *Willemia anophtalma* (WAN), *Protaphorura subarmata* (PSU), *Pseudosinella mauli* (PMA), *Arrhopalites sericus* (ASE), *Micranurida pygmaea* (MPY), *Mesaphorura yosii* (MYO), *Mesaphorura betschi* (MBE), *Proisotoma minima* (PMI), *Mesaphorura macrochaeta* (MMA), *Friesea mirabilis mirabilis* (FMI), *Proisotoma minuta* (PMU), *Sminthurinus aureus signatus* (SSI) et *Folsomia candida* (FCA).

Du côté des valeurs négatives de l'axe 5 se trouvent les sols à intense activité biologique (sols bruns eutrophes, rendzines forestières, sols bruns lessivés) avec les espèces *Tomocerus botanicus* (TBO), *Pseudachorutella asigillata* (PAS), *Onychiurus pseudogranulosus* (OPS), *Protaphorura burmeisteri* (PBU), *Pseudosinella decipiens* (PDE), *Bilobella grassei* (BGR), *Heteromurus nitidus* (HNI), *Folsomides parvus* (FPA), *Stenaphorura denisi* (SDE), *Mesaphorura sylvatica* (MSY), *Entomobrya muscorum* (EMU), *Xenylla grisea* (XGR), *Megalothorax incertus* (MIN), *Dicyrtomina minuta* (DMI) et *Pseudosinella alba* (PAL). Les types de sols qui possèdent le plus grand nombre de ces espèces caractéristiques sont les sols bruns eutrophes et les rendzines forestières, les sols bruns lessivés possédant une faune moins caractéristique, mais on y trouve cependant constamment *Onychiurus pseudogranulosus* (OPS), *Pseudosinella alba* (PAL), *Mesaphorura sylvatica* (MSY) et *Heteromurus nitidus* (HNI). D'une manière générale les sols à intense activité biologique possèdent beaucoup plus d'espèces (mais un moins grand nombre d'individus par espèce) que les sols à faible activité biologique. Ceci n'est pas surprenant, puisque les sols à intense activité biologique présentent des niches écologiques (trophiques) plus variées, mais chacune d'entre elles offrant peu de disponibilité : par exemple, dans un sol podzolique, il y a une accumulation énorme d'hyphes mycéliens (souvent monospécifiques) au niveau

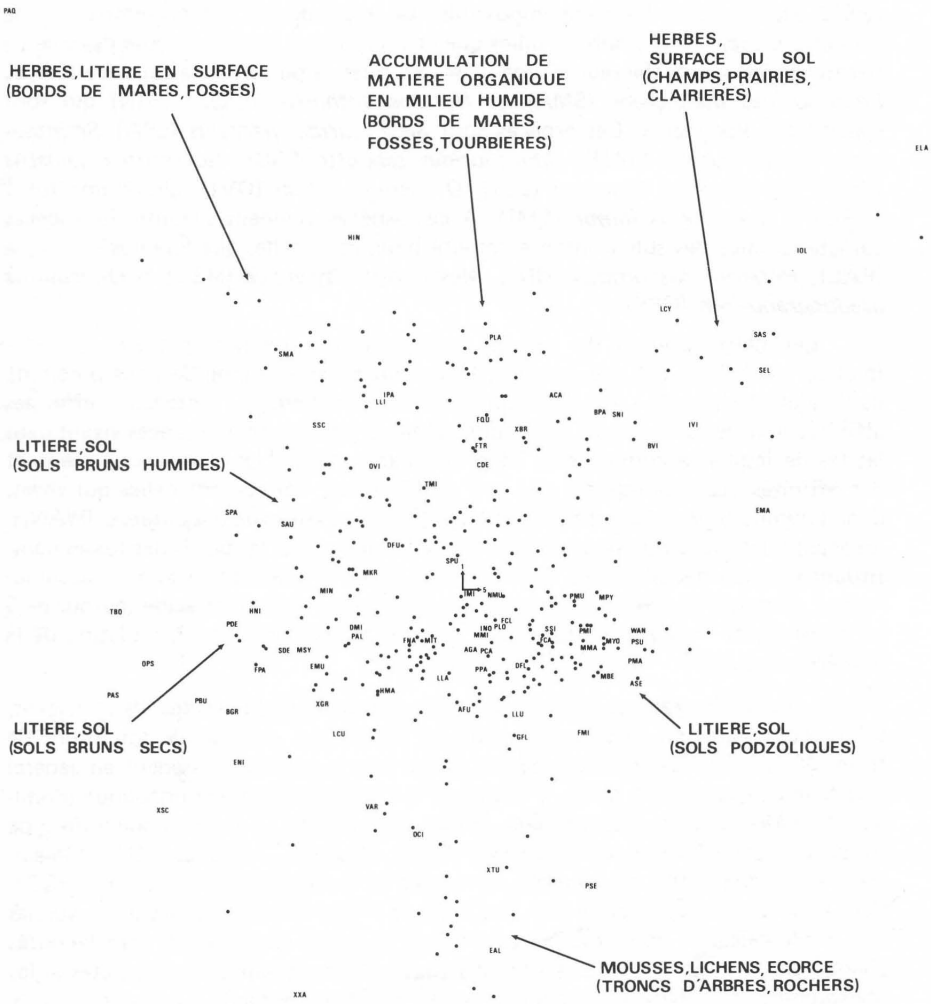


*Fig. 3* — Analyse des correspondances. Représentation dans le plan des axes 1 et 5.

de la couche d'humus brut et de litière, favorisant ainsi la pullulation des quelques rares espèces capables de se nourrir exclusivement de champignons (*Pseudosinella mauli* (PMA), par ex.), alors que dans un sol brun tous les types sont représentés (algues, champignons, levures, bactéries, protozoaires), mais chaque groupe pris isolément en quantité beaucoup plus faible.

Un second groupe de sols bruns et rendzines forestières apparait, du côté des valeurs positives de l'axe 1 (facteur humidité) : il s'agit des sols bruns des endroits frais, principalement au niveau des affleurements de meulière de Brie, où le lessivage est faible, et dans la partie nord-est de la forêt où le limon, beaucoup plus argileux et moins épais (d'où la proximité de la nappe phréatique) a

rendu également le lessivage impossible. Ce type de sol est caractérisé par la présence d'espèces hygrophiles telles que celles qui sont situées du côté des valeurs négatives de l'axe 5 (facteur « type de sol »), mises à part *Podura aquatica* (PAQ), *Sminthurides malmgreni* (SMA) et *Heterosminthurus insignis* (HIN) qui sont spécifiques aux mares. Ces espèces sont *Sminthurides parvulus* (SPA), *Sminthurinus aureus aureus* (SAU), *Sminthurides schoetti* (SSC), *Isotomurus palustris* (IPA), *Lepidocyrtus lignorum* (LLI), *Orchesella villosa* (OVI), *Dicyrtoma fusca* (DFU) et *Tomocerus minor* (TMI). A ces espèces viennent s'ajouter les espèces caractéristiques des sols à intense activité biologique telles que *Pseudosinella alba* (PAL), *Heteromurus nitidus* (HNI), *Mesaphorura sylvatica* (MSY) et *Onychiurus pseudogranulosus* (OPS).

Les deux groupes de relevés correspondant aux biotopes très humides (mares, tourbières, etc.) se trouvent également séparés le long de l'axe 5 comme ils l'étaient le long de l'axe 3. Le groupe des espèces épigées présente en effet des affinités avec les espèces des sols bruns humides. Par contre les espèces vivant dans les tas de feuilles accumulées au bord des mares et dans les tourbières présentent des affinités avec les espèces des sols podzoliques, notamment celles qui vivent dans l'humus brut (*Micranurida pygmaea* (MPY) et *Willemia anophtalma* (WAN)), les accumulations d'humus brut dans les moliniaies et sur les bords des fossés constituant un intermédiaire avec les sols podzoliques. D'ailleurs le pH de ces accumulations de matière organique en milieu humide est relativement acide (autour de 5 en général), et l'activité biologique y est très faible (mauvaise dégradation de la matière organique).

Les sols de prairie sont des sols bruns, plus ou moins humides. Ils se placent, selon leur degré d'humidité, dans l'un ou l'autre des groupes de sols bruns de forêt. Mais le cas des sols de champs est un peu à part. Ils possèdent en général une faune appauvrie. A faible profondeur la faune est du type podzolique (dominance de *Mesaphorura macrochaeta* (MMA) notamment) et en profondeur du type sol alcalin, avec *Mesaphorura sylvatica* (MSY), *Mesaphorura italica* (MIT), *Megalothorax incertus* (MIN), *Folsomides parvus* (FPA) et *Pseudosinella decipiens* (PDE). Ceci peut s'expliquer par le fait que ces sols n'ont rien de comparable avec les sols argilo-calcaires de même pH (entre 7 et 8) situés en forêt : ils sont labourés chaque année et très pauvres en humus (que ne remplacent pas les nitrates et les phosphates). L'activité biologique y est donc faible comparée à celle des sols de même pH situés en forêt, d'où une similitude avec les terrains acides. Par contre, en-dessous, c'est le facteur « profondeur » qui l'emporte, avec les espèces vivant en profondeur dans les sols alcalins en général. Ceci n'est qu'une hypothèse. Il se peut également que dans les sols labourés, l'activité biologique soit plus importante en profondeur qu'en surface (enfouissage de la fumure). La question reste posée.

Les relevés et espèces des terrains ouverts sont situés du côté des sols podzoliques, bien que les sols correspondant soient en général neutres ou alcalins. Les espèces telles que *Bilobella grassei* (BGR), *Onychiurus pseudogranulosus* (OPS), *Tomocerus botanicus* (TBO) et *Pseudachorutella asigillata* (PAS), caractéristiques de la surface des sols argilo-calcaires en forêt ne se retrouvent jamais à la surface des sols de terrains ouverts. Seule *Pseudosinella alba* (PAL) est tolérante à la lumière. Cette absence d'espèces caractéristiques explique peut-être la position curieuse des épigées de terrains ouverts.

Du côté des valeurs négatives de l'axe 1 se trouvent les relevés et espèces correspondant aux troncs d'arbres et rochers. Mais le nuage est dispersé et, le long de l'axe 5, *Xenylla schillei* (XSC), *Entomobrya nivalis* (ENI) et *Xenylla xavieri* (XXA) s'opposent à *Pseudisotoma sensibilis* (PSE). En réalité la faune des troncs d'arbres est la même que l'on soit dans la chênaie sessiliflore ou la chênaie-charmaie, que l'on ait prélevé sur un chêne, un chataignier, un charme ou un érable. Mais les espèces corticoles ne sont pas présentes que sur les troncs (mise à part *Entomobrya albocincta* (EAL), strictement corticole) et leur présence dans la litière, la strate muscinale et herbacée peut les faire cotoyer des espèces caractéristiques d'un certain type de sol. En effet, *Xenylla schillei* (XSC), outre sur les troncs d'arbres, a été rencontrée dans une touffe d'herbe au bord d'un fossé et dans un touradon de molinie, c'est-à-dire dans les biotopes épigés et humides. Elle a donc été déplacée sur le graphique du côté des espèces épigées hygrophiles, c'est-à-dire du côté des valeurs négatives de l'axe 5. C'est à peu près le même phénomène qui s'est produit pour *Entomobrya nivalis* (ENI) et *Xenylla xavieri* (XXA). *Pseudisotoma sensibilis* (PSE) pullule dans les coussins de *Leucobryum glaucum,* très épais et très serrés, poussant sur les sols les plus acides (coussins très fréquents dans les pinèdes); lorsque l'on prélève ces coussins, il vient avec eux un peu d'humus brut sous-jacent et de terre sableuse, la faune des sols acides vient donc se surajouter à celle du coussin lui-même, c'est peut-être la raison du déplacement de cette espèce du côté « acide ».

De toute façon, il s'avère qu'il n'existe pas plusieurs groupes d'espèces des troncs d'arbres et rochers selon la végétation, c'est seulement la présence de ces espèces hors de ce biotope qui a influencé leur position le long de l'axe 5. Il se peut que, pour *Pseudisotoma sensibilis* (PSE), le fait qu'elle soit présente uniquement dans les coussins de *Leucobryum glaucum* lorsqu'elle n'est pas dans les mousses sur troncs, ne soit pas fortuit. Il est probable que, dans ce groupe d'espèces saxi-arboricoles cohabitant souvent ensemble, chacune y soit présente pour une raison particulière. Par exemple, *Xenylla tullbergi* (XTU) est abondante à l'intérieur même de l'écorce et du bois, dans les galeries creusées par les animaux perforants alors que les grandes espèces, notamment *Orchesella cincta* (OCI), se contentent de brouter à la surface de l'écorce et dans les mousses et lichens. Le déterminisme de la présence des diverses espèces dans un même biotope reste donc à étudier et, pour cela, la connaissance de la répartition des espèces hors de ce biotope peut s'avérer utile, car celle-ci varie parfois grandement.

## D. PLAN DES AXES 2 ET 5 (PROFONDEUR ET TYPE DE SOL) (Fig. 4)

Si l'on a pu séparer deux grands types de composition spécifique (avec une variante humide) selon les types de sols, il est intéressant aussi de voir comment ces espèces se distribuent verticalement dans chacun de ces milieux. Il s'avère qu'il existe un stock commun d'espèces tant que l'on reste en milieu épigé, la divergence étant croissante à mesure que l'on s'enfonce dans le sol. Les sols bruns vont beaucoup plus loin du côté des valeurs positives de l'axe 2 (facteur profondeur) que les sols podzoliques. En effet, les sols bruns et rendzines forestières possèdent des espèces strictement de profondeur : *Mesaphorura italica* (MIT), *Megalothorax incertus* (MIN) et *Pseudosinella decipiens* (PDE) par exemple,

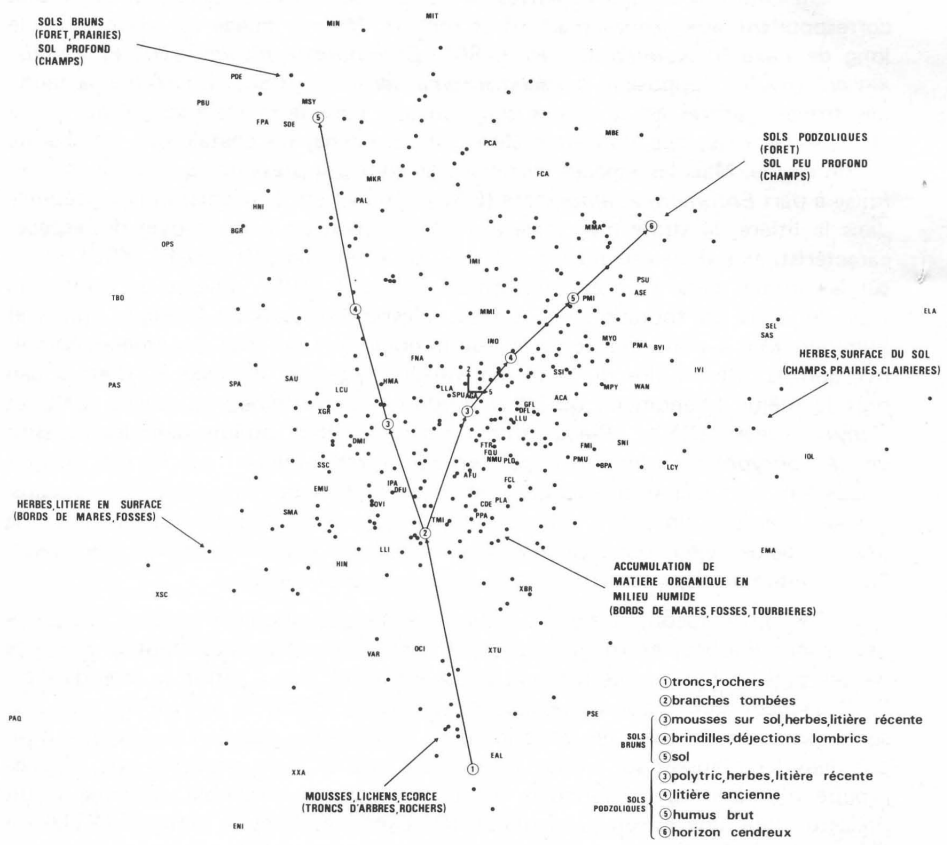


*Fig. 4* — Analyse des correspondances. Représentation dans le plan des axes 2 et 5.

ce qui n'est pas le cas des sols podzoliques où l'horizon minéral, impropre à la vie et très pauvre en Collemboles n'abrite que les espèces de l'humus brut qui tolèrent la profondeur (*Mesaphorura macrochaeta* (MMA) surtout, dans une moindre mesure *Protaphorura subarmata* (PSU) et *Arrhopalites sericus* (ASE)). D'autre part, dans les sols bruns, les espèces qui vivent plutôt en surface ou à faible profondeur sont situées déjà franchement vers les valeurs positives de l'axe 2, c'est-à-dire ont un caractère de profondeur. En effet, dans ce type de sol où la litière ne persiste que quelques mois, on passe brusquement de la strate herbacée ou muscinale au sol proprement dit, à l'exception d'une mince couche de brindilles plus difficilement décomposables ou de litière (au moment de la chute des feuilles). Dans les sols podzoliques, au contraire, on ne passe au sol proprement dit (avec tous les problèmes liés au sol : difficulté de passage, présence d'une fraction minérale importante, etc.) qu'au niveau de l'horizon minéral, au-dessus duquel s'accumule une couche d'humus brut plus ou moins épaisse surmontée d'une épaisse couche de litière de plusieurs années.

La faune des troncs d'arbres et rochers est la même, cela a déjà été dit, quelle que soit l'association végétale environnante, avec les espèces *Entomobrya nivalis* (ENI), *Xenylla xavieri* (XXA), *Entomobrya albocincta* (EAL), *Pseudisotoma sensibilis* (PSE), *Vertagopus arboreus* (VAR), *Orchesella cincta* (OCI) et *Xenylla tullbergi* (XTU). On passe ensuite aux branches tombées (lichens, écorce): on y rencontre *Entomobrya muscorum* (EMU), *Sminthurides schoetti* (SSC), *Dicyrtomina minuta* (DMI), *Lepidocyrtus lignorum* (LLI), *Orchesella villosa* (OVI), *Isotomurus palustris* (IPA), *Dicyrtoma fusca* (DFU), *Tomocerus minor* (TMI), *Allacma fusca* (AFU), *Pseudachorutes parvulus* (PPA) et *Friesea mirabilis claviseta* (FCL). L'analyse montre que ce groupe d'espèces s'étale le long de l'axe 5. En réalité, il est probable que ces espèces sont communes à tous les types de sols. Par exemple *Entomobrya muscorum* (EMU) est présente aussi bien au-dessus des sols podzoliques que des sols bruns, aussi bien dans les endroits frais que dans les endroits plus secs, mais, en moyenne, elle a été rencontrée plus souvent au-dessus des sols bruns que des sols podzoliques, d'où sa position. C'est également le cas pour *Dicyrtomina minuta* (DMI). Parmi ces espèces, un certain nombre sont hygrophiles, on ne les trouvera donc que dans les endroits suffisamment humides : il s'agit de *Sminthurides schoetti* (SSC), *Lepidocyrtus lignorum* (LLI), *Orchesella villosa* (OVI), *Isotomurus palustris* (IPA), *Dicyrtoma fusca* (DFU) et *Tomocerus minor* (TMI).

Puis nous avons les espèces de la strate herbacée et muscinale et de la litière récente. On ne peut séparer ces trois types d'habitats, cela étonnera peut-être certains spécialistes de la faune du sol, mais c'est un fait objectif. Selon le type de sol, la nature de cette strate diffère. Sur les sols à forte activité biologique la litière ne reste que quelques mois. Une fois disparue, il ne reste qu'une couche clairsemée de brindilles, graines d'arbres, cupules, etc., où se mêlent alors les espèces épigées et les espèces du sol proprement dit. La strate herbacée est formée souvent de mercuriales, de lierre et de nombreuses autres espèces dont beaucoup de printanières (arums, jonquilles, etc.). La strate muscinale est formée, dans les endroits frais, par un tamis d'*Hypnum* couvrant directement le sol. Les espèces correspondantes sont : *Pseudachorutella asigillata* (PAS), *Sminthurides parvulus* (SPA), *Sminthurinus aureus aureus* (SAU), *Xenylla grisea* (XGR), *Lepidocyrtus curvicollis* (LCU), *Heteromurus major* (HMA), *Folsomia quadrioculata nana* (FNA), *Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus* (LLA) et *Sphaeridia pumilis* (SPU). *Sminthurides parvulus* (SPA) et *Sminthurinus aureus aureus* (SAU) sont hygrophiles et ne se trouvent que dans les endroits frais. Les dernières espèces citées, et surtout *Folsomia quadrioculata nana* (FNA), *Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus* (LLA) et *Sphaeridia pumilis* (SPU) sont en fait des espèces ubiquistes relativement au type de sol, elles sont d'ailleurs placées très près de l'origine.

Sur les sols à faible activité biologique, la strate herbacée est beaucoup plus faiblement développée : quelques touffes de *Deschampsia flexuosa* ou *Festuca tenuifolia* et, au printemps, dans les endroits pas trop acides, *Anemone nemorosa.* La strate muscinale est, par contre, beaucoup plus développée, avec les grosses touffes du *Polytrichum.* La fougère aigle est également assez fréquente mais sa végétation est très haute et abrite rarement des Collemboles. La litière s'accumule pendant plusieurs années avant d'être complètement fragmentée et la litière de la dernière chute de feuilles est donc présente tout au long de l'année sans modifications visibles. Les espèces vivant dans ce biotope sont : *Friesea mirabilis*

*mirabilis* (FMI), *Proisotoma minuta* (PMU), *Gisinianus flammeolus* (GFL), *Deuterosminthurus flavus* (DFL), *Lipothrix lubbocki* (LLU), *Pogonognathellus longicornis* (PLO), *Neanura muscorum* (NMU) et *Allacma gallica* (AGA). *Proisotoma minuta* (PMU) et *Neanura muscorum* (NMU), bien qu'occupant effectivement ce niveau, y ont en fait une écologie particulière, comme on le verra plus loin. Elles ne sont d'ailleurs pas propres aux sols acides. *Deuterosminthurus flavus* (DFL), *Pogonognathellus longicornis* (PLO) et *Allacma gallica* (AGA), bien que stastiquement plus fréquents dans ce type de sol, ne lui sont sans doute pas inféodés. Une étude réalisée sur une rendzine forestière dans un parc situé hors-forêt mais dans la même région a d'ailleurs montré une grande abondance de *Deuterosminthurus flavus* (DFL) et *Allacma gallica* (AGA) dans le lierre et les mercuriales (Ponge, 1973). Il ne reste donc plus que *Lipothrix lubbocki* (LLU) et *Gisinianus flammeolus* (GFL) pour caractériser les sols acides au niveau de cette strate. Cependant il faut remarquer que l'on y trouve en abondance les espèces ubiquistes déjà citées : *Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus* (LLA), *Folsomia quadrioculata nana* (FNA), *Sphaeridia pumilis* (SPU) et *Heteromurus major* (HMA).

La faune occupant la litière ancienne est assez difficile à distinguer de celle qui occupe l'humus brut. La litière ancienne voit coexister les espèces de surface et les espèces de la couche d'humus brut, qui sont en fait les véritables espèces caractéristiques des terrains acides en forêt. L'horizon minéral sous-jacent abrite une faune très appauvrie, où subsistent les espèces tolérantes à la profondeur. On peut citer, par ordre de tolérance croissante à la profondeur : *Sminthurinus aureus signatus* (SSI), *Micranurida pygmaea* (MPY), *Willemia anophtalma* (WAN), *Mesaphorura yosii* (MYO), *Pseudosinella mauli* (PMA), *Proisotoma minima* (PMI), *Arrhopalites sericus* (ASE), *Protaphorura subarmata* (PSU) et *Mesaphorura macrochaeta* (MMA). L'espèce la plus caractéristique de l'humus brut est *Pseudosinella mauli* (PMA), qui se nourrit exclusivement d'hyphes mycéliens, très abondants dans ce type de sols (essentiellement des Basidiomycètes). Il faut remarquer que, chez *Sminthurinus aureus signatus* (SSI), si les jeunes sont relativement abondants au niveau de la couche d'humus, les adultes se trouvent plutôt dans la litière. *Folsomia quadrioculata quadrioculata* (FQU), bien que caractéristique des accumulations de matière organique en milieu saturé en eau (bords de mares, fossés, tourbières) a été rencontrée en grand nombre dans la litière et surtout l'humus brut (en couche très épaisse) d'un peuplement de fougère aigle (chênaie sessiliflore dégradée) sous futaie de chêne sessile, dans un endroit relativement sec (partie sans mares de la forêt). Il s'agit d'une « enigme écologique », peut-être est-ce dû à l'accumulation particulièrement importante d'humus à cet endroit, ou bien l'introgression de caractères de *Folsomia quadrioculata quadrioculata* (FQU) dans une population de *Folsomia quadrioculata nana* (FNA) a-t-elle causé une mauvaise détermination de l'espèce ?

Dans les sols bruns, la couche de brindilles et de déjections de lombrics (la couche superficielle de ces sols est d'ailleurs uniquement formée de déjections de lombrics bien visibles, qui se tassent à mesure qu'elles sont recouvertes, le sol transitant donc obligatoirement par l'intestin des lombrics à intervalles réguliers) est habitée par *Tomocerus botanicus* (TBO), *Onychiurus pseudogranulosus* (OPS), *Bilobella grassei* (BGR), *Heteromurus nitidus* (HNI) et *Pseudosinella alba* (PAL), les deux dernières espèces étant très tolérantes vis-à-vis de la profondeur.

*Tomocerus botanicus* (TBO) n'a été rencontré que dans les rendzines forestières (affleurements de marnes ou de calcaire), mais les autres espèces se retrouvent

dans tous les sols bruns. Ce type de sol possède des espèces caractéristiques de la profondeur : *Stenaphorura denisi* (SDE), *Folsomides parvus* (FPA), *Protaphorura burmeisteri* (PBU), *Mesaphorura sylvatica* (MSY), *Pseudosinella decipiens* (PDE) et surtout *Megalothorax incertus* (MIN) et *Mesaphorura italica* (MIT). *Mesaphorura krausbaueri* (MKR) est relativement indifférente à la profondeur. *Megalothorax incertus* (MIN) et *Mesaphorura italica* (MIT) sont présentes en abondance dans le sol profond des champs (pH 7 à 8), d'où le déplacement de leur position, car elles sont « attirées » par la direction d'allongement correspondant aux milieux ouverts (herbes, surface du sol) qui se place du côté « acide ». Cela ne veut pas dire pour autant qu'elles ne sont pas caractéristiques des sols calcaires, bien au contraire et, en fait, on ne les trouve jamais dans la profondeur des sols acides.

Il reste un certain nombre d'espèces dont il n'a pas été question. *Isotoma notabilis* (INO), *Megalothorax minimus* (MMI), *Isotomiella minor* (IMI) et *Paratullbergia callipygos* (PCA) sont ubiquistes relativement au type du sol. *Isotoma notabilis* (INO) et *Megalothorax minimus* (MMI) se trouvent plutôt vers la surface, *Isotomiella minor* (IMI) est très tolérante vis-à-vis de la profondeur et *Paratullbergia callipygos* (PCA) est une espèce strictement de profondeur. *Megalothorax incertus* (MIN) n'élimine jamais complètement *Megalothorax minimus* (MMI) dans la profondeur des sols calcaires en forêt, mais dans les champs il le remplace complètement. *Friesea truncata* (FTR), bien que faisant partie du groupe habitant les accumulations de matière organique très humide, se rencontre également dans tous les types de sols, dans l'humus brut des sols acides, dans les sols bruns en profondeur (et même parfois très profond dans les rendzines forestières). *Arrhopalites caecus* (ACA) a été retrouvé trop rarement en dehors des composts humides pour que l'on en tire d'autres conclusions relatives à son écologie, signalons seulement que, dans ces composts, il se trouve toujours plus en profondeur que *Protaphorura lata* (PLA) et *Ceratophysella denticulata* (CDE), ce qui explique sa position le long de l'axe 2 (facteur profondeur). *Mesaphorura betschi* (MBE) et *Folsomia candida* (FCA) sont des espèces de profondeur, mais elles ont été rencontrées trop rarement pour que l'on définisse leur écologie précisément.

## E. AUTRES AXES

L'axe 6 n'a pas pu être interprété. L'axe 7 isole quelques prélèvements réalisés dans des dépôts d'ordures en forêt. S'il s'agit de matière organique accumulée (vieux matelas par exemple), on trouve des pullulations de *Ceratophysella denticulata* (CDE) et *Ceratophysella bengtssoni* (Agren 1904), *sensu* Gisin 1960, Bourgeois et Cassagnau 1972 (non présente dans l'analyse). Les autres dépôts (plâtre, ciment, ferrailles, etc.) et les sols des groupements nitrophiles environnants (ormaie rudérale avec sureau, noisetier, etc.) présentent la faune caractéristique des sols à forte activité biologique, sans caractéristiques différentielles, et ne sont donc pas isolés par cet axe.

L'axe 8 n'a pas pu être interprété. L'axe 9 isole les prélèvements réalisés dans le bois mort : souches en voie de décomposition, arbres creux, grosses branches tombées, etc. Les espèces caractéristiques sont, quels que soient le type de sol et la végétation : *Proisotoma minuta* (PMU), *Friesea mirabilis mirabilis* (FMI), *Friesea mirabilis claviseta* (FCL), *Neanura muscorum* (NMU), *Onychiurus pseu-*

*dogranulosus* (OPS) et *Bilobella grassei* (BGR). *Proisotoma minuta* (PMU) pullule dans le bois en décompositon avancée (sous forme de déjections d'animaux) à l'intérieur des vieilles souches, arbres creux, etc., quelles que soient l'humidité, l'association végétale environnante. Le pH de tels milieux (humus de bois) est très bas (moins de 4), ce qui explique la position du point-espèce correspondant (arrivée des espèces d'humus acide). *Friesea mirabilis mirabilis* (FMI) est abondante parfois dans la litière et la strate herbacée des terrains acides ainsi que dans l'écorce en décomposition des vieilles souches, les mousses situées au pied des vieux arbres. *Friesea mirabilis claviseta* (FCL) est fréquente dans l'écorce des branches tombées, celle des vieilles souches également. *Neanura muscorum* (NMU) pullule entre l'écorce et le bois des branches tombées et des vieilles souches, mais est présente également dans la litière ancienne des terrains acides et la couche de brindilles des sols bruns et rendzines forestières. *Onychiurus pseudogranulosus* (OPS) et *Bilobella grassei* (BGR) vivent dans la couche de brindilles des sols à intense activité biologique, jamais dans les terrains acides.

Les fourmilières abritent de nombreuses espèces de Collemboles, mais la seule qui leur soit inféodée s'est avérée être *Cyphoderus albinus* Nicolet 1841, *sensu* Gisin 1960, espèce non présente dans l'analyse.

## F. ESPECES INDICATRICES

Un certain nombre d'espèces mises en évidence au cours de cette analyse présentent une fréquence importante dans des biotopes bien différenciés, ce qui en fait d'excellentes espèces indicatrices. Ainsi *Isotomurus palustris* (IPA) est une espèce épigée indicatrice d'une hygrométrie proche de la saturation (au niveau de la surface du sol tout au moins), *Brachystomella parvula* (BPA) indique une arrivée de lumière dans le couvert végétal : elle abonde dès qu'il y a une ouverture dans la forêt (chemin, clairière) et elle est même présente dans les jeunes pinèdes, qui sont particulièrement claires. *Pseudosinella mauli* (PMA) peut être considérée comme indicatrice des sols acides à pH inférieur à 4 (elle vit principalement dans la couche d'humus brut), *Pseudosinella alba* (PAL) comme indicatrice des sols alcalins ou peu acides (pH supérieur ou égal à 5).

## G. SOUS-ESPECES, ESPECES VOISINES ET VICARIANCE ECOLOGIQUE

Examinons un certain nombre de couples ou triplets présentant des substitions écologiques.

### 1. Sminthurinus aureus aureus (SAU), S.a. elegans (SEL), S.a. signatus (SSI) :

Ces trois sous-espèces se distinguent essentiellement par des colorations différentes. *S.a. elegans* (SEL) est une espèce caractéristique des milieux ouverts. *S.a. aureus* (SAU) et *S.a. signatus* (SSI) sont toutes deux des espèces de forêt mais se distinguent à la fois par leur hygrophilie et le type de sol dans lequel elles vivent. *S.a. aureus* (SAU) vit dans les sols bruns et les rendzines forestières des endroits frais, *S.a. signatus* (SSI) vit dans les sols plus secs et acides (sols

podzoliques). Dans quelques cas, rares, où deux de ces sous-espèces peuvent coexister, on rencontre des populations comprenant, outre les deux types parentaux, des intermédiaires issus de croisements. Ont été ainsi observés des intermédiaires entre *S.a. elegans* (SEL) et *S.a. aureus* (SAU) d'une part, entre *S.a. aureus* (SAU) et *S.a. signatus* (SSI) d'autre part.

**2. Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus (LLA), L.l. cyaneus (LCY) :**

*L.l. lanuginosus* (LLA) est remplacé, en milieu ouvert, par *L.l. cyaneus* (LCY). Le seul caractère qui les distingue est la coloration, beige à brun clair chez *L.l. lanuginosus* (LLA), rose à bleu foncé chez *L.l. cyaneus* (LCY). Tous les intermédiaires se rencontrent et ne sont pas rares, aussi s'agit-il peut-être seulement d'accomodats.

**3. Protaphorura lata (PLA), P. subarmata (PSU) :**

Ces deux taxons diffèrent essentiellement par le nombre de pseudocelles sur le troisième segment thoracique. Mais leur écologie diffère aussi. Il s'agit essentiellement du degré d'hygrophilie : alors que *P. subarmata* (PSU) peuple la couche d'humus brut des sols podzoliques en forêt, *P. lata* (PLA) peuple le biotope vicariant en milieu humide (accumulation de matière organique brute dans les tourbières ou les bords de mares).

**4. Friesea mirabilis mirabilis (FMI), F.m. claviseta (FCL) :**

L'écologie de ces deux sous-espèces est très voisine. Les populations présentant un mélange des deux types et des intermédiaires ne sont pas rares et peut-être conviendrait-il de ne voir là qu'un simple polymorphisme sans signification écologique. Mais, en est-on sûr ?

**5. Entomobrya multifasciata (EMA), E. nivalis (ENI), E. lanuginosa (ELA) :**

Aucun intermédiaire n'a été observé entre ces trois taxons très voisins, contrairement à ce qu'a observé Christiansen (1958) en Amérique du nord. *E. nivalis* (ENI) est exclusive de la forêt (écorce des troncs d'arbres, strate herbacée et muscinale). *E. multifasciata* (EMA) vit à la fois en forêt (litière, strate herbacée et muscinale) et dans les milieux ouverts (herbes). *E. lanuginosa* (ELA) est exclusive des milieux ouverts (herbes).

**6. Folsomia quadrioculata quadrioculata (FQU), F.q. nana (FNA) :**

*F.q. quadrioculata* (FQU) et *F.q. nana* (FNA) se distinguent essentiellement au point de vue écologique par leur degré d'hygrophilie, *F.q. quadrioculata* (FQU) étant abondante dans les terrains très humides (bords de mares, tourbières), *F.q. nana* (FNA) la remplaçant dans les terrains moins humides, quel que soit le pH.

**7. Pseudosinella alba (PAL), P. mauli (PMA) :**

Ces deux espèces appartenant à la même lignée présentent à peu près les mêmes caractères chétotaxiques mais diffèrent par le nombre de cornéules : 2 + 2 chez *P. alba* (PAL), 5 + 5 chez *P. mauli* (PMA). Or, leur écologie est très différente, *P. mauli* (PMA) peuplant l'humus brut des terrains acides en forêt, *P. alba* (PAL) les sols à humus doux en forêt et hors-forêt.

**8. Mesaphorura krausbaueri (MKR), M. macrochaeta (MMA) :**

Ces deux espèces se distinguent essentiellement par la présence d'une paire de soies sur les bords des lèvres anales. Là encore, l'écologie est différente, *M. macrochaeta* (MMA) peuplant les sols à humus brut, *M. krausbaueri* (MKR) les sols à humus doux. Dans les sols de champs, *M. macrochaeta* (MMA) peuple plutôt la surface tandis que *M. krausbaueri* (MKR) la remplace en profondeur.

**9. Megalothorax minimus (MMI), M. incertus (MIN) :**

Le premier est ubiquiste par rapport au type de sol, alors que le second ne se trouve que dans les sols à forte activité biologique. De plus, *M. minimus* (MMI) vit plus près de la surface que *M. incertus* (MIN).

# IV. DISCUSSION

## A. UTILITE DE L'ANALYSE STATISTIQUE MULTIVARIEE

L'analyse statistique, utilisant une méthode multidimensionnelle, a permis de mettre en évidence le caractère progressif des variations de la composition spécifique en milieu forestier. La tentation aurait été grande, sans l'emploi de telles méthodes, d'opérer un découpage en synusies tel que Cassagnau (1961) l'avait réalisé pour des milieux (hautes vallées pyrénéennes) présentant évidemment des caractéristiques plus tranchées. Ainsi, prenons un exemple : l'étude de la strate herbacée montre que, selon le type de sol sur lequel elle croît, la composition spécifique n'est pas la même. Or, si l'on cherche quelles sont les espèces qui se remplacent d'un type de sol à l'autre, on perçoit que ce sont les espèces venant du sol lui-même, peuplant accessoirement de tels biotopes. Les espèces véritablement caractéristiques de la strate herbacée (Collemboles épigés) sont, en fait, indifférentes au type de sol. Construire deux synusies différentes pour la strate herbacée devient alors absurde. Cassagnau est d'ailleurs par la suite revenu sur la validité de classifications aussi sommaires, notamment après avoir employé lui-même les méthodes d'analyse multifactorielle, et il a attiré l'attention sur la complexité du déterminisme de la composition spécifique (Cassagnau, 1973).

De plus, l'observation des points-espèces dans l'espace formé par les facteurs interprétables autorise une grande souplesse dans la détermination des préférences de chaque espèce. Bien que cela paraisse surprenant, il n'était pas du

tout évident au cours de l'échantillonnage que l'humidité et le type de sol étaient deux facteurs indépendants (au vu de la composition spécifique). L'analyse des correspondances a confirmé cette indépendance, hypothèse qui aurait peut-être été rejetée si un autre mode de traitement des données (non multivarié, la classification automatique par exemple) avait été utilisé.

## B. EXISTE-T-IL DES VARIATIONS ANNUELLES EN MILIEU FORESTIER ?

L'analyse des correspondances n'a mis en évidence aucun axe correspondant à des fluctuations saisonnières. Cela ne veut pas dire pour autant que la composition spécifique est constante au cours de l'année. Des prélèvements effectués à des périodes différentes de l'année dans un endroit de la forêt (sol brun lessivé sur l'assise de meulière de Brie non loins du lit du rû d'Oly) ont montré qu'à une faune du type « humide » succédait, à la fin du printemps et en été, une faune du type « sec » : par exemple, *Lepidocyrtus lignorum* (LLI), espèce hygrophile, était remplacé par *Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus* (LLA), espèce plus tolérante à la sécheresse, *Sminthurinus aureus aureus* (SAU) étant remplacé par *Sminthurinus aureus signatus* (SSI), etc. Un phénomène analogue a été mis en évidence dans le parc du laboratoire d'écologie générale du Museum (Ponge, 1973). Il est probable que de tels phénomènes existent, pas nécessairement dans tous les endroits de la forêt, mais particulièrement là où les variations de niveau de la nappe phréatique provoquent des variations considérables du « climat » du sol. Il serait intéressant de cartographier la répartition des espèces principales dans de tels endroits afin de déterminer comment s'opère le repeuplement d'un terrain abandonné par une faune lorsque les conditions lui sont devenues défavorables.

L'analyse des correspondances ne pouvait pas mettre en évidence un axe correspondant à ce phénomène puisque l'on voit qu'il s'agit (dans ce cas précis) du facteur humidité. Les variations thermiques du sol étant très faibles en milieu forestier dans la région étudiée, il est probable qu'elles n'interviennent pas de la même façon qu'en montagne, par exemple.

## C. LE PEUPLEMENT VARIE-T-IL DE FACON CONTINUE OU DISCONTINUE ?

L'analyse semble suggérer l'existence d'un continuum, mais avec des pôles, dont les principaux sont : strate herbacée des milieux ouverts, surface des eaux, accumulation de matière organique en milieu aquatique, accumulation d'humus brut dans les sols podzoliques, surface et profondeur des sols à humus doux, troncs d'arbres. Entre ces pôles, la composition spécifique varie de façon continue. Mais les partisans de la structure discontinue objecteront qu'il n'y a pas de composition spécifique intermédiaire mais un mélange, une juxtaposition de groupes d'espèces parfaitement définis. L'analyse montre que, si les relevés forment un continuum, celui-ci est beaucoup moins net pour les espèces. Les graphiques réalisés montrent, dans certaines régions du plan, des zônes où l'on trouve un grand nombre de points-relevés avec peu ou pas de points-espèces correspondants. L'hypothèse de la discontinuité est donc peut-être plus conforme à la réalité,

notamment en ce qui concerne l'humidité, la lumière, le type de sol. Ceci est beaucoup moins vrai cependant en ce qui concerne la profondeur, où l'on observe un continuum des espèces entre les épigées strictes et les espèces strictement de profondeur.

## V. CONCLUSION

Ce travail ne constitue qu'une étude préliminaire. En effet, l'analyse statistique d'un ensemble de relevés ne peut conduire qu'à une description des différentes communautés, un peu plus sophistiquée ici grâce à la séparation des facteurs influençant la répartition spécifique, permise par l'analyse multivariée, mais restant cependant au stade descriptif. Tout au plus quelques problèmes peuvent-ils être posés, en particulier : quel est le déterminisme de la localisation de telle ou telle espèce ? La plupart des facteurs mis en évidence dans cette analyse sont des entités grossières rassemblant un nombre incalculable de « causes ».

Les exigences trophiques sont au centre des préoccupations les plus récentes des écologistes du sol, et notamment du sol forestier. Deux types de sols complètement opposés comme une rendzine forestière et un sol podzolique sont, du point de vue trophique, deux univers radicalement différents. Si l'on peut penser que la rétention hydrique du sol (pF) et l'hygrométrie agissent directement sur les animaux, car les Collemboles présentent d'importantes différences quant à la résistance au dessèchement (Vannier, 1970), y compris au cours de leur développement (Betsch et Vannier, 1977), l'acidité du sol n'est probablement pas responsable directement des grandes différences de composition spécifique entre les sols acides et les sols alcalins. En effet, quand nous mesurons le pH du sol, nous n'observons que la résultante des réactions physico-chimiques qui se développent dans le sol à un instant donné. De même en ce qui concerne les espèces corticoles : leur rôle et leur localisation précise sur les troncs d'arbres sont probablement différents pour chaque espèce.

Seule une étude expérimentale rigoureuse peut permettre d'approcher le déterminisme de la localisation des espèces, d'autre part de connaitre le rôle des Collemboles et des autres groupes de la faune du sol dans la formation et l'entretien des sols forestiers. Et répondre à l'une de ces questions permet de répondre à l'autre car la délimitation précise des niches écologiques permet du même coup de comprendre le fonctionnement de cette entité extrêmement complexe (par le nombre de ses composants et leurs interactions) qu'est le sol.

# ANNEXE

Liste des espèces ayant participé à l'analyse (espèces présentes dans plus de cinq prélèvements).

● PODURIDAE :

PAQ *Podura aquatica* Linné 1758, *sensu* Gisin 1960.

● HYPOGASTRURIDAE :

CDE *Ceratophysella denticulata* (Bagnall 1941), *sensu* Gisin 1960, Bourgeois et Cassagnau 1972.
WAN *Willemia anophtalma* Börner 1901, *sensu* Gough 1972.
XBR *Xenylla brevisimilis brevisimilis* Stach 1949, *sensu* Da Gama 1969.
XSC *Xenylla schillei* Börner 1903, *sensu* Da Gama 1969.
XGR *Xenylla grisea* Axelson 1900, *sensu* Da Gama 1969.
XTU *Xenylla tullbergi* Börner 1903, *sensu* Da Gama 1969.
XXA *Xenylla xavieri* Da Gama 1959, *sensu* Da Gama 1969.

● NEANURIDAE :

BGR *Bilobella grassei* (Denis 1923), *sensu* Cassagnau 1968.
NMU *Neanura muscorum* (Templeton 1835), *sensu* Gisin 1960.
BPA *Brachystomella parvula* (Schäffer 1896), *sensu* Gisin 1960.
FMI *Friesea mirabilis mirabilis* (Tüllberg 1871), nov. comb.
FCL *Friesea mirabilis claviseta* Axelson 1900, nov. comb.
FTR *Friesea truncata* Cassagnau 1958.
MPY *Micranurida pygmaea* Börner 1901, *sensu* Gisin 1960.
PAS *Pseudachorutella asigillata* (Börner 1901), *sensu* Da Gama 1964.
PPA *Pseudachorutes parvulus* Börner 1901, *sensu* Gisin 1960.

● ONYCHIURIDAE :

PBU *Protaphorura burmeisteri* (Lubbock 1873), *sensu* Gisin 1960.
PLA *Protaphorura lata* (Gisin 1956), *sensu* Hale 1968.
PSU *Protaphorura subarmata* (Gisin 1957).
OPS *Onychiurus pseudogranulosus* Gisin 1951, *sensu* Gisin 1960.
MBE *Mesaphorura betschi* Rusek, en préparation.
MIT *Mesaphorura italica* (Rusek 1971).
MKR *Mesaphorura krausbaueri* Börner 1901, *sensu* Rusek 1971.
MMA *Mesaphorura macrochaeta* Rusek 1976.
MSY *Mesaphorura sylvatica* (Rusek 1971), *sensu* Rusek 1973.
MYO *Mesaphorura yosii* (Rusek 1967), *sensu* Rusek 1971.
PCA *Paratullbergia callipygos* (Börner 1902), *sensu* Gisin 1960.
SDE *Stenaphorura denisi* Bagnall 1935 (syn. nov. *Stenaphorura parisi* (Denis 1943)).

● ISOTOMIDAE :

FCA *Folsomia candida* (Willem 1902), *sensu* Gisin 1960.
FQU *Folsomia quadrioculata quadrioculata* (Tüllberg 1871), nov. comb.
FNA *Folsomia quadrioculata nana* Gisin 1957, nov. comb.
FPA *Folsomides parvus* Folsom 1934, *sensu* Ellis 1974.
IMI *Isotomiella minor* (Schäffer 1896), *sensu* Gisin 1960.
INO *Isotoma notabilis* Schäffer 1896, *sensu* Gisin 1960.
IVI *Isotoma viridis* Bourlet 1839, *sensu* Gisin 1960.
IOL *Isotoma olivacea* Tüllberg 1871, *sensu* Gisin 1960.
PSE *Pseudisotoma sensibilis* (Tüllberg 1876), *sensu* Gisin 1960.
VAR *Vertagopus arboreus* (Linné 1785), *sensu* Gisin 1960.
IPA *Isotomurus palustris* (Müller 1776), *sensu* Gisin 1960.
PMI *Proisotoma minima* (Absolon 1901), *sensu* Gisin 1960.
PMU *Proisotoma minuta* (Tüllberg 1871), *sensu* Gisin 1960, Fjellberg 1973.

● ENTOMOBRYIDAE :

EAL *Entomobrya albocincta* (Templeton 1835), *sensu* Gisin 1960.
EMU *Entomobrya muscorum* (Nicolet 1841), *sensu* Gisin 1960.
ENI *Entomobrya nivalis* (Linné 1758), *sensu* Gisin 1960.
EMA *Entomobrya multifasciata* (Tüllberg 1871), *sensu* Gisin 1960.
ELA *Entomobrya lanuginosa* (Nicolet 1841), *sensu* Gisin 1960.
HMA *Heteromurus major* (Moniez 1889), *sensu* Gisin 1960.
HNI *Heteromurus nitidus* (Templeton 1835), *sensu* Gisin 1960.
LCU *Lepidocyrtus curvicollis* Bourlet 1839, *sensu* Gisin 1964.
LLA *Lepidocyrtus lanuginosus lanuginosus* (Gmelin 1788), nov. comb.
LCY *Lepidocyrtus lanuginosus cyaneus* Tüllberg 1871, nov. comb.
LLI *Lepidocyrtus lignorum* Fabricius 1775, *sensu* Gisin 1964.
PAL *Pseudosinella alba* (Packard 1873), *sensu* Gisin 1960, Gisin 1967.
PDE *Pseudosinella decipiens* Denis 1924, *sensu* Da Gama 1970, Barra 1975.
PMA *Pseudosinella mauli* Stomp 1972.
OCI *Orchesella cincta* (Linné 1758), *sensu* Gisin 1960.
OVI *Orchesella villosa* (Geoffroy 1764), *sensu* Gisin 1960.

● TOMOCERIDAE :

PLO *Pogonognathellus longicornis* (Müller 1776), *sensu* Yosii 1967.
TBO *Tomocerus botanicus* Cassagnau 1962.
TMI *Tomocerus minor* (Lubbock 1862), *sensu* Gisin 1960.

● NEELIDAE :

MIN *Megalothorax incertus* Börner 1903, *sensu* Gisin 1960.
MMI *Megalothorax minimus* Willem 1900, *sensu* Gisin 1960.

● DICYRTOMIDAE :

DMI *Dicyrtomina minuta* (Fabricius 1783) (syn. nov. *Dicyrtomina ornata* (Nicolet 1841), *Dicyrtomina saundersi* (Lubbock 1862)).
DFU *Dicyrtoma fusca* (Lucas 1842), *sensu* Gisin 1960.

● SMINTHURIDIDAE :

SAS *Sminthurides assimilis* (Krausbauer 1898), *sensu* Gisin 1960.
SMA *Sminthurides malmgreni* (Tüllberg 1876), *sensu* gisin 1960.
SPA *Sminthurides parvulus* (Krausbauer 1898), *sensu* Gisin 1960.
SSC *Sminthurides schoetti* (Axelson 1903), *sensu* Gisin 1960.
SPU *Sphaeridia pumilis* (Krausbauer 1898), *sensu* Gisin 1960.

● KATIANNIDAE :

GFL *Gisinianus flammeolus* (Gisin 1957), *sensu* Gisin 1960.
SAU *Sminthurinus aureus aureus* (Lubbock 1862), nov. comb.
SSI *Sminthurinus aureus signatus* (Krausbauer 1898), nov. comb.
SEL *Sminthurinus aureus elegans* (Fitch 1863), nov. comb.

● ARRHOPALITIDAE :

ACA *Arrhopalites caecus* (Tüllberg 1871), *sensu* Gisin 1960.
ASE *Arrhopalites sericus* Gisin 1947, *sensu* Gisin 1960.

● SMINTHURIDAE :

AFU *Allacma fusca* (Linné 1758), *sensu* Ellis 1973.
AGA *Allacma gallica* (Carl 1899), *sensu* Ellis 1973.
SNI *Sminthurus nigromaculatus* Tüllberg 1872, *sensu* Ellis 1976.
LLU Lipothrix lubbocki (Tullberg 1872), sensu Gisin 1960.

● BOURLETIELLIDAE :

BVI *Bourletiella viridescens* Stach 1920, *sensu* Gisin 1960.
DFL *Deuterosminthurus flavus* (Gisin 1946), *sensu* Gisin 1960.
HIN *Heterosminthurus insignis* (Reuter 1876).

## BIBLIOGRAPHIE


BAUZON D., PONGE J.F., DOMMERGUES Y. (1974) — Variations saisonnières des caractéristiques chimiques et biologiques des sols forestiers interprétées par l'analyse factorielle des correspondances, *Rev. Ecol. Biol. Sol,* **11**, p. 283-301.

BENZECRI J.P. et collaborateurs (1973) — *L'analyse des données,* tome 2 : L'analyse des correspondances, Dunod, Paris, 619 p.

BETSCH J.M., VANNIER G. (1977) — Caractérisation des deux phases juvéniles d'*Allacma fusca (Collembola, Symphypleona)* par leur morphologie et leur écophysiologie, *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.,* **15**, p. 124-141.

BONNET L., CASSAGNAU P., TRAVE J. (1975) — L'écologie des Arthropodes muscicoles à la lumière de l'analyse des correspondances, *Oecologia,* **21**, p. 359-373.

CASSAGNAU P. (1961) — *Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales,* Hermann, Paris, 235 p.

CASSAGNAU P. (1973) — La notion de niche écologique et de niveaux écologiques hiérarchisés chez les Arthropodes édaphiques, *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique,* **103**, p. 119-133.

CHRISTIANSEN K. (1958) — The Neartic members of the genus *Entomobrya (Collembola), Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.,* **118**, p. 439-545.

GUILLE A., PONGE J.F. (1975) — Application de l'analyse des correspondances à l'étude des peuplements benthiques de la côte catalane française, *Ann. Inst. Océanogr.,* **51**, p. 223-235.

LACOSTE A., ROUX M. (1971) — L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes-Maritimes. I : L'analyse des données floristiques, *Oecologia Plantarum,* **6**, p. 353-369.

LACOSTE A., ROUX M. (1972) — L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes-Maritimes. II : L'analyse des données écologiques et l'analyse globale, *Oecologia Plantarum,* **7**, p. 125-146.

LEBART L., FENELON J.P. (1973) — *Statistique et informatique appliquées,* 2ème édition, Dunod, Paris, 457 p.

PONGE J.F. (1973) — Application de l'analyse factorielle des correspondances à l'étude des variations annuelles dans les populations de Microarthoropodes, *Bull. Ecologie,* **4**, p. 319-327.

VANNIER G. (1970) — *Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol,* Editions du C.N.R.S., Paris, 258 p.